

УДК 517.925.51

БИФУРКАЦИЯ ХОПФА В СИСТЕМЕ ХИЩНИК–ЖЕРТВА С ИНФЕКЦИЕЙ

© 2023 г. А. П. Крищенко, О. А. Поддерегин

Исследуется модель системы хищник–жертва с возможной инфекцией жертв в виде трёхмерной системы обыкновенных дифференциальных уравнений. С помощью метода локализации инвариантных компактов доказывается существование аттрактора и находится компактное положительно инвариантное множество, оценивающее его положение. Находятся условия вымирания популяций и существования положений равновесия. Предлагается численный метод нахождения бифуркации Хопфа пространственного положения равновесия и приводится пример возникающего устойчивого предельного цикла.

DOI: 10.31857/S0374064123110122, EDN: PEXCDU

1. Введение. Постановка задачи. Рассмотрим систему обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающую динамику взаимодействия популяций хищников и жертв, при которой жертвы подвержены заболеванию [1]:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1) - \frac{x_1 x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_4 x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= b_4 x_1 x_2 - \frac{x_2 x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_5 x_2 - b_1(x_1 + x_2)x_2, \\ \dot{x}_3 &= \frac{(x_1 + x_2)x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_3 x_3, \end{aligned} \quad (1)$$

где $\{\dot{\cdot}\} = d\{\cdot\}/dt$, $x = (x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}_{+,0}^3 = \{x \geq 0\}$, x_1 (x_2) – плотность популяции восприимчивых (инфицированных) жертв, а x_3 – плотность популяции хищников. Параметры b_i , $i = \overline{1, 5}$, этой системы предполагаются положительными.

Для системы (1) докажем, что множество $\mathbb{R}_{+,0}^3$ положительно инвариантно, существует положительно инвариантный компакт, содержащий все инвариантные компакты, все решения (траектории) продолжаются на неограниченный вправо интервал времени и система имеет аттрактор. Кроме того, найдём условия вымирания популяций инфицированных жертв, хищников и предложим метод нахождения бифуркации Хопфа внутреннего положения равновесия, в результате которой в системе возникает устойчивый предельный цикл внутри множества $\mathbb{R}_{+,0}^3$. Отметим, что система (1) в инвариантной плоскости $\{x_2 = 0\}$ описывает взаимодействие хищников и жертв при отсутствии инфекции и известно, что в этой двумерной системе может происходить другая бифуркация Хопфа, в результате которой появляется предельный цикл в множестве $\{x_2 = 0\}$.

2. Необходимые сведения. Все компактные инвариантные множества системы $\dot{x} = F(x)$, $F \in C^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^n)$, содержащиеся в подмножестве $Q \subset \mathbb{R}^n$, содержатся в локализирующем множестве $\Omega(\phi, Q)$, соответствующем функции $\phi \in C^1(\mathbb{R}^n)$ (локализирующей функции) и множеству $Q \subset \mathbb{R}^n$ [2],

$$\Omega(\phi, Q) = \{x \in Q : \phi_{\inf}(Q) \leq \phi(x) \leq \phi_{\sup}(Q)\},$$

где

$$\phi_{\inf}(Q) = \inf\{\phi(x) : x \in S(\phi) \cap Q\}, \quad \phi_{\sup}(Q) = \sup\{\phi(x) : x \in S(\phi) \cap Q\},$$

$S(\phi) = \{x \in \mathbb{R}^n : \dot{\phi}(x) = 0\}$ – универсальное сечение функции ϕ , а $\dot{\phi}$ – производная функции ϕ в силу системы $\dot{x} = F(x)$. Пусть

$$\Omega(\phi, Q, \epsilon_-, \epsilon_+) = \{x \in Q : \phi_{\inf}(Q) - \epsilon_- \leq \phi(x) \leq \phi_{\sup}(Q) + \epsilon_+\}, \quad \epsilon_-, \epsilon_+ > 0.$$

Утверждение 1. Пусть множество Q положительно инвариантно; начинающиеся в Q траектории системы определены на неограниченном вправо интервале времени; для любого $\epsilon > 0$ существует $\delta > 0$, что $\dot{\phi}(x) < -\delta < 0$ при $x \in Q \cap \{\phi_{\sup}(Q) + \epsilon_+ \leq \phi(x) \leq \phi_{\sup}(Q) + \epsilon_+ + \epsilon\}$, и для любого $\epsilon > 0$ существует $\delta > 0$, что $\dot{\phi}(x) > \delta > 0$ при $x \in Q \cap \{\phi_{\inf}(Q) - \epsilon_- - \epsilon \leq \phi(x) \leq \phi_{\inf}(Q) - \epsilon_-\}$. Тогда любая траектория системы, начинающаяся в $Q \setminus \Omega(\phi, Q, \epsilon_-, \epsilon_+)$, попадает в положительно инвариантное множество $\Omega(\phi, Q, \epsilon_-, \epsilon_+)$ за конечное время.

3. Локализация инвариантных компактов и её следствия. Множество $\mathbb{R}_{+,0}^3$ положительно инвариантно, так как траектории системы (1) не могут выйти из $\mathbb{R}_{+,0}^3$ через его границу. Действительно, граница множества $\mathbb{R}_{+,0}^3$ состоит из точек, у которых одна или более координат равны нулю, а остальные координаты положительны. Пусть $x_0 = (x_1(0), x_2(0), x_3(0))$ – одна из таких точек и она является начальной для траектории $x(t) = (x_1(t), x_2(t), x_3(t))$, $t \in [0, T)$. Тогда $x(t) \in \mathbb{R}_{+,0}^3$ при $t \in [0, \epsilon)$, $0 < \epsilon \ll 1$, т.е. $x_i(t) \geq 0$, $i = 1, 2, 3$. Действительно, это верно для $x_i(t)$, если $x_i(0) > 0$. Если $x_1(0) = 0$, то $\dot{x}_1(0) = b_1 x_2(0)$ и $x_1(t) > 0$ при $x_2(0) > 0$, а при $x_2(0) = 0$ выполнено равенство $\dot{x}_2(0) = 0$, и поэтому $x_2(t) = 0$, $x_1(t) = 0$. Если $x_2(0) = 0$, то $\dot{x}_2(t) = 0$, и аналогично для x_3 : если $x_3(0) = 0$, то $\dot{x}_3(0) = 0$ и $x_3(t) = 0$.

Утверждение 2. Все компактные инвариантные множества системы (1) содержатся в положительно инвариантных множествах

$$\Omega_1 = \{x_1 + x_2 \leq 1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3, \quad \Omega_2 = \{x_1 + x_2 \leq 1, x_1 + x_2 + x_3 \leq 1 + b_1/(4b_3)\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$$

и множество Ω_2 компактно.

Доказательство. Пусть $\phi_1(x) = x_1 + x_2$. Тогда в $\mathbb{R}_{+,0}^3$

$$\dot{\phi}_1(x) = b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) - \frac{(x_1 + x_2)x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_5 x_2$$

и $\dot{\phi}_1(x) < 0$ при $\phi_1(x) = x_1 + x_2 > 1$. Поэтому множество $S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3 = \{\dot{\phi}_1 = 0\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$ содержится в множестве $\{0 \leq \phi_1(x) \leq 1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$. Поскольку $\phi_1(x_0) = 1$ в точке $x_0 = (1, 0, 0) \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$, а $\phi_1(x_*) = 0$ в точке $x_* = (0, 0, 0) \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$, то

$$\sup\{\phi_1(x) : x \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3\} = 1, \quad \inf\{\phi_1(x) : x \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3\} = 0,$$

и локализирующее множество $\Omega(\phi_1, \mathbb{R}_{+,0}^3) = \{0 \leq \phi_1(x) \leq 1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3 = \Omega_1$. Множество Ω_1 положительно инвариантно, поскольку $\dot{\phi}_1(x) < 0$ в $\mathbb{R}_{+,0}^3 \setminus \Omega_1$.

Пусть теперь $\phi_2(x) = x_1 + x_2 + x_3$. Тогда

$$\dot{\phi}_2(x) = \dot{x}_1 + \dot{x}_2 + \dot{x}_3 = b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) - b_5 x_2 - b_3 x_3 \leq \frac{b_1}{4} - b_3 x_3$$

и в $S(\phi_2) \cap \Omega_1$ выполнено неравенство $\phi_2(x) \leq 1 + b_1/(4b_3)$. Следовательно,

$$\sup\{\phi_2(x) : x \in S(\phi_2) \cap \Omega_1\} \leq 1 + b_1/(4b_3), \quad \inf\{\phi_2(x) : x \in S(\phi_2) \cap \Omega_1\} = 0$$

и $\Omega(\phi_2, \Omega_1) \subset \{0 \leq \phi_2(x) \leq 1 + b_1/(4b_3)\} \cap \Omega_1 = \Omega_2$. Множество Ω_2 положительно инвариантно, поскольку $\dot{\phi}_2(x) < 0$ в $\Omega_1 \setminus \Omega_2$, и компактно.

Следствие 1. Если $a_1, a_2 \geq 0$, то множества $\Omega_{1,a_1} = \{x_1 + x_2 \leq 1 + a_1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$, $\Omega_{2,a_1,a_2} = \{x_1 + x_2 \leq 1 + a_1, x_1 + x_2 + x_3 \leq 1 + a_1 + b_1/(4b_3) + a_2\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$ положительно инвариантны, и множество Ω_{2,a_1,a_2} компактно.

Следствие 2. *Все решения (траектории) системы (1) продолжаются на неограниченный вправо интервал времени.*

Доказательство. Известно, что решение автономной C^1 -системы обыкновенных дифференциальных уравнений в любом компакте продолжается вправо или до границы компакта, или на неограниченный вправо интервал времени [3, с. 107]. Для любой траектории системы (1) существуют положительные a_1, a_2 , при которых её начальная точка принадлежит компактному Ω_{2,a_1,a_2} . Этот компакт положительно инвариантен, и траектория не может выйти на его границу за конечное время. Следовательно, траектория продолжается на неограниченный вправо интервал времени.

4. Асимптотическое поведение траекторий. Справедливо следующее

Утверждение 3. *Любая траектория системы (1), проходящая через лежащую вне множества $\Omega_{1,\varepsilon_1}, \Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$, где $\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0$, точку, попадает в эти множества за конечное время и не выходит из них.*

Доказательство. В множестве $\mathbb{R}_{+,0}^3 \setminus \Omega_{1,\varepsilon_1} = \{\phi_1(x) = x_1 + x_2 > 1 + \varepsilon_1\}$ для $\dot{\phi}_1$ справедливо неравенство $\dot{\phi}_1 \leq b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) \leq -\delta < 0, \delta = b_1(1 + \varepsilon_1)\varepsilon_1 > 0$. Таким образом, согласно утверждению 2, все траектории попадают в множество Ω_{1,ε_1} за конечное время и не выходят из него.

В множестве $\Omega_{1,\varepsilon_1} \setminus \Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2} = \{\phi_1(x) = x_1 + x_2 \leq 1 + \varepsilon_1, x_1 + x_2 + x_3 > 1 + \varepsilon_1 + b_1/(4b_3) + \varepsilon_2\}$ выполнено равенство $x_3 = 1 + \varepsilon_1 + b_1/(4b_3) + \varepsilon_2 - (x_1 + x_2) + d, d > 0$, и поэтому в этом множестве

$$\dot{\phi}_2(x) \leq b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) - b_3 \left(1 + \varepsilon_1 + \frac{b_1}{4b_3} + \varepsilon_2 - (x_1 + x_2) + d \right) \leq -b_3(\varepsilon_2 + d) < 0.$$

Следовательно, согласно утверждению 2, все траектории попадают в множество $\Omega_{1,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$ за конечное время и не выходят из него.

Следствие 3. *Предельные множества всех траекторий системы (1) содержатся в компактном положительно инвариантном множестве Ω_2 , и это множество содержит аттрактор системы.*

Доказательство. Утверждение следует из того, что множества $\Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$ при $\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0$ компактны, положительно инвариантны и содержат предельные множества всех траекторий, а $\Omega_2 = \bigcap_{\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0} \Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$.

5. Вымирание популяций. Теорема Ла-Салля позволяет определить следующие условия вымирания популяций.

Утверждение 4. *При выполнении неравенства*

$$b_3 > \frac{1}{b_2 + 1} \tag{2}$$

все траектории системы стремятся к множеству $\{x_3 = 0\} \cap \Omega_2$, а при выполнении неравенства

$$b_4 < b_1 + b_5 \tag{3}$$

– к множеству $\{x_2 = 0\} \cap \Omega_2$.

Доказательство. Достаточно проверить, что при выполнении неравенства (2) ((3)) предельные множества всех траекторий содержатся в множестве $\{x_3 = 0\} \cap \Omega_2$ ($\{x_2 = 0\} \cap \Omega_2$). Для этого сначала рассмотрим функцию $V(x) = x_3$. Её производная в силу системы равна \dot{x}_3 , и в Ω_2 выполнено неравенство

$$\dot{V} = x_3 \left(\frac{x_1 + x_2}{b_2 + x_1 + x_2} - b_3 \right) \leq x_3 \left(\frac{1}{b_2 + 1} - b_3 \right) \leq 0,$$

причём $\dot{V} = 0$ в Ω_2 при (2) лишь в случае $x_3 = 0$. Следовательно, предельные множества всех траекторий содержатся в множестве $\Omega_2 \cap \{x_3 = 0\}$.

Теперь рассмотрим функцию $W(x) = x_2$. Её производная в силу системы равна \dot{x}_2 , и в Ω_2 выполнено неравенство

$$\dot{W} \leq x_2(b_4x_1 - b_5 - b_1(x_1 + x_2)) \leq x_2((b_4 - b_1)(x_1 + x_2) - b_5) \leq x_2((b_4 - b_1) - b_5) \leq 0,$$

причём $\dot{W} = 0$ в Ω_2 при (3) лишь в случае $x_2 = 0$. Следовательно, предельные множества всех траекторий содержатся в множестве $\Omega_2 \cap \{x_2 = 0\}$.

6. Положения равновесия на границе множества $\mathbb{R}_{+,0}^3$. Несложно проверить следующие необходимые и достаточные условия существования этих положений равновесия.

Утверждение 5. У системы (1) при любых значениях параметров существуют положения равновесия $E_1(0, 0, 0)$, $E_2(1, 0, 0)$. При выполнении неравенства $b_3 < 1/(1+b_2)$ существует положение равновесия $E_3(x_1^{(3)}, 0, x_3^{(3)})$, $x_1^{(3)} > 0$, $x_3^{(3)} > 0$, а при выполнении неравенства $b_4 > b_1 + b_5$, – положение равновесия $E_4(x_1^{(4)}, x_2^{(4)}, 0)$, $x_1^{(4)} > 0$, $x_2^{(4)} > 0$.

7. Внутреннее положение равновесия. Из третьего уравнения системы (1) следует, что для существования положения равновесия $E_5(x_1^{(5)}, x_2^{(5)}, x_3^{(5)})$ внутри $\mathbb{R}_{+,0}^3$ необходимо выполнение неравенства $b_3 < 1$.

Введём три новых положительных параметра: $\alpha = b_1/b_4$, $\beta = b_5/b_4$, $\gamma = b_2b_3/(1 - b_3)$.

Утверждение 6. У системы (1) при выполнении неравенств

$$\alpha + \beta < \gamma < \gamma^*(\alpha, \beta), \tag{4}$$

где $\alpha + \beta < 1$, $\gamma^*(\alpha, \beta) \in (0, 1)$ – положительный корень многочлена

$$g_{\alpha,\beta}(\gamma) = \alpha\gamma^2 + ((1 - \alpha)\beta - \alpha)\gamma - \beta^2,$$

существует внутреннее положение равновесия $E_5(x_1^{(5)}, x_2^{(5)}, x_3^{(5)})$, где

$$x_1^{(5)} = \frac{\alpha\gamma}{\gamma - \beta}, \quad x_2^{(5)} = \gamma - \frac{\alpha\gamma}{\gamma - \beta}, \quad x_3^{(5)} = b_4(b_2 + \gamma) \left(\frac{\alpha\gamma}{\gamma - \beta} - \alpha\gamma - \beta \right).$$

Доказательство. Отметим, что $\alpha + \beta \leq 1$, так как иначе популяция x_2 вымирает и внутреннего положения равновесия нет.

Координаты для точки E_5 находятся после несложных алгебраических преобразований. Первые две координаты положительны тогда и только тогда, когда $\alpha + \beta < \gamma$, а неравенство $x_3^{(5)} > 0$ равносильно условию $\alpha\gamma/(\gamma - \beta) - \alpha\gamma - \beta > 0$, т.е. $g_{\alpha,\beta}(\gamma) < 0$. В результате получаем условие положительности координат в виде неравенств $\alpha + \beta < \gamma < \gamma^*(\alpha, \beta)$, которые совместны при $\alpha + \beta < 1$, так как в этом случае $g_{\alpha,\beta}(\alpha + \beta) = \alpha^2(\alpha + \beta - 1) < 0$ и $\gamma^*(\alpha, \beta) > \alpha + \beta$. Если $\alpha + \beta = 1$, то $g_{\alpha,\beta}(\alpha + \beta) = 0$, $\gamma^*(\alpha, \beta) = 1 = \alpha + \beta$, и условие положительности координат не выполняется ни при каком γ .

Замечание. Неравенство $\gamma^*(\alpha, \beta) \geq \alpha + \beta$ означает, что в пространстве параметров поверхность, задаваемая квадратным трёхчленом в области $\gamma > 0$, расположена по одну сторону от плоскости $\gamma = \alpha + \beta$ при $\alpha > 0$, $\beta > 0$, $\alpha + \beta < 1$.

8. Бифуркация Хопфа. Исследуем поведение собственных чисел внутреннего положения равновесия с помощью численных расчётов. Для этого построим сетку точек в области параметров системы, в которой система имеет внутреннее положение равновесия. В каждом узле сетки вычислим спектр внутреннего положения равновесия. Найдём два узла, в каждом из которых действительные собственные числа отрицательны, а два других комплексные, причём действительные части этих пар комплексных собственных чисел имеют противоположные знаки. Соединим эти два узла кривой, которая лежит в области существования внутренних положений равновесия, и в каждой точке которой действительное собственное значение отрицательно. Если существует точка на кривой, в окрестности которой действительная часть комплексных собственных значений меняет знак с отрицательного на положительный, то она

соответствует бифуркации Хопфа, что подтвердим наличием соответствующей периодической траектории.

Сначала задаём сетку точек в области (4) первого октанта в пространстве (α, β, γ) и в множестве $(b_3, b_4) = (0, 1) \times (0, B_4)$, $B_4 > 0$, первой четверти плоскости параметров (b_3, b_4) . В каждом узле $(\alpha_i, \beta_j, \gamma_k, b_{3,l}, b_{4,m})$ произведения этих сеток перейдём к исходным параметрам по формулам $b_1 = \alpha_i b_{4,m}$, $b_2 = ((1 - b_{3,l})/b_{3,l})\gamma_k$, $b_3 = b_{3,l}$, $b_4 = b_{4,m}$, $b_5 = \beta_j b_{4,m}$. Для этих параметров вычисляем спектр внутреннего положения равновесия и выбираем два нужных узла. Так найден набор значений исходных параметров $b^{(1)} = (0.06, 0.2768, 0.5792, 0.6, 0.01)$, при котором $\lambda_1 = -0.1563$, $\lambda_{2,3} = -0.0039 \pm 0.0859i$, и набор значений параметров $b^{(2)} = (0.06, 0.1912, 0.5916, 0.6, 0.01)$, при котором собственные числа равны $\lambda_1 = -0.0942$, $\lambda_{2,3} = 0.0017 \pm 0.0958i$.

В точках отрезка $b(\kappa) = b^{(1)} + (b^{(2)} - b^{(1)})\kappa$, $\kappa \in [0, 1]$, спектр имеет нужную структуру, а именно: одно собственное число отрицательно, а два других собственных числа комплексно сопряжённые, и существует значение $\kappa = \kappa^*$, $b(\kappa^*) = (0.06, 0.2149, 0.5882, 0.6, 0.01)$, в окрестности которого действительная часть комплексных собственных чисел меняет знак с ростом κ с отрицательного на положительный. Это означает, что в системе происходит бифуркация Хопфа, в результате которой появляется устойчивый цикл. Например, система с параметрами $b^{(2)}$ имеет такой цикл с начальными данными $(0.1526, 0.2366, 0.0009)$ в окрестности внутреннего положения равновесия $E_5(0.1064, 0.1706, 0.0174)$ (рисунок).

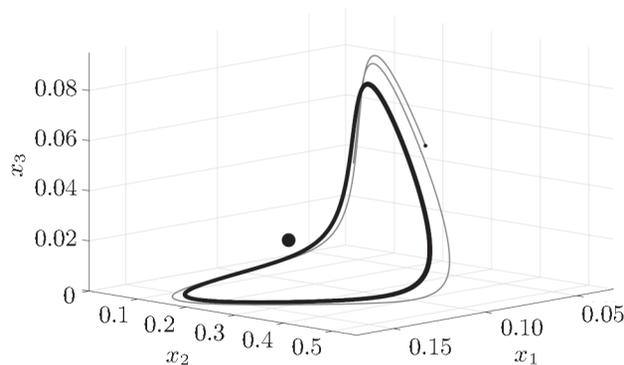


Рисунок. Устойчивый цикл и внутреннее положение равновесия системы с параметрами $b^{(2)}$.

Заключение. С помощью метода локализации инвариантных компактов найдены условия вымирания популяций хищников и инфицированных жертв. Они являются необходимыми и достаточными, что следует из условий существования положений равновесия E_2 и E_3 . При этих положениях равновесия могут существовать внутреннее положение равновесия, пространственная устойчивая периодическая траектория и более сложные аттракторы.

Работа выполнена при поддержке программы “Приоритет 2030” МГТУ имени Н.Э. Баумана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bate A.M., Hilkerr F.M. Complex dynamics in an eco-epidemiological model // Bull. Math. Biol. 2013. V. 75. P. 2059–2078.
2. Крищенко А.П. Локализация инвариантных компактов динамических систем // Дифференц. уравнения. 2005. Т. 41. № 12. С. 1597–1604.
3. Арнольд В.И. Обыкновенные дифференциальные уравнения. М., 2012.

Московский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана,
Федеральный исследовательский центр
“Информатика и управление” РАН, г. Москва

Поступила в редакцию 28.04.2023 г.
После доработки 28.04.2023 г.
Принята к публикации 20.09.2023 г.